



TITLE:

バクテリアべん毛モーターのモデルII

AUTHOR(S):

三井, 利夫; 大島, 広行

CITATION:

三井, 利夫 ...[et al]. バクテリアべん毛モーターのモデルII. 物性研究
2003, 80(3): 451-470

ISSUE DATE:

2003-06-20

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/97562>

RIGHT:

バクテリアべん毛モーターのモデルⅡ

三井利夫*

大島広行**

(2003 年 4 月 8 日受理)

1. まえおき	452
2. 粘弾性系への変型入力と応力入力	452
3. 膜中のプロトンのつくる電場	456
3.1 鏡像法による解	456
3.2 プロトン通過に伴う膜内の電場変動の大きさ	456
4. チャンネルの必要性と構造	458
4.1 物理的な観点からチャンネルは何故必要か?	458
4.2 チャンネルの三層構造	459
4.3 プロトンがする仕事のエネルギー的考察	461
5. べん毛モーターの回転方向の制御機構	461
6. プロトンのチャンネル通過における協力性	465
7. ATP 加水分解によるプロトンの汲み出し	466
8. まとめ	468
参照文献	469

* 665-0875 宝塚市 中筋山手 3-6-24

** 東理大 薬学部

1. まえおき

本誌に載った論文「バクテリア鞭毛モーターのモデル」[1]に対し幾つかの質問が寄せられたので、読み返してみたところ、Berg[2]が挙げた用件を満たすモデルが存在することの速報の感じが強く、モデルの基礎の説明等が不備である。そこでこのIIでその欠を補い、質問にお答えすることとする。

[1]で述べた主要な点は次の(a)~(e)の5つある。このIIでは括弧内に記した節で補足する。(a) 回転子と固定子の間にある層は高分子溶液で粘弾性を示す筈であるが、従来のモデルの困難はこの粘弾性系への入力を変形入力と考えたところにある。入力を剪断応力と仮定するとBerg[2]が挙げた用件を満たすモデルがつくれる(2節)。(b) チャンネルを通過するプロトンの電場によるピエゾ効果はかなり大きく、鞭毛回転に十分な剪断応力をもたらさう(3節)。(c) べん毛モーターは膜電位差が0でもpHの差があれば動く。プロトンチャンネルが基本的には三層構造で、ここでpHの差が電場に変換されると仮定すると、プロトンの仕事へのエネルギー供給の説明が楽になる(4節)。(d) 我々のモデルではべん毛が回転方向を逆転する機構の説明ができる(5節)。(e) このモデルではATP合成系でのATP加水分解によるプロトン汲み出しの機構を自然に導くことができ、 γ 分子の回転のエネルギー効率が極めて良いことが予想される(7節)。

2. 粘弾性系への変型入力と応力入力

論文[1]では回転子と固定子の間の層をRS層と呼んだ。この層は高分子の側鎖等の水溶液と予想され、粘弾性を示すと期待される。したがってRS層は、その弾性によって固定子から回転子に力を伝え、その流体的性質によって回転子は回転の自由度を持つことになる。よって[1]では弾性部分と粘性に逆らって動く部分を直列につなぎ、RS層をマクスウェル模型で扱った。しかしそこでの論述には解り難い点が多かったようで、幾つかの質問をいただいた。以下教科書的な記述となるが、基本的な問題なので詳しく説明させていただく。

マクスウェル模型は図1のように表される。バネの部分の長さの変化を S_e 、ダッシュポットの長さの変化を S_v で示す。バネとダッシュポットを結ぶ直線は両者に働く力が同じであることを示すが、それ以上に S_e と S_v に制約を与えるものではない。直線で結ばれていることからバネが元の形に戻ればダッシュポットも元に戻るといった誤解からの質問もあったが、 S_e と S_v は独立な変数である。

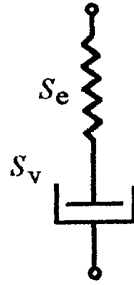
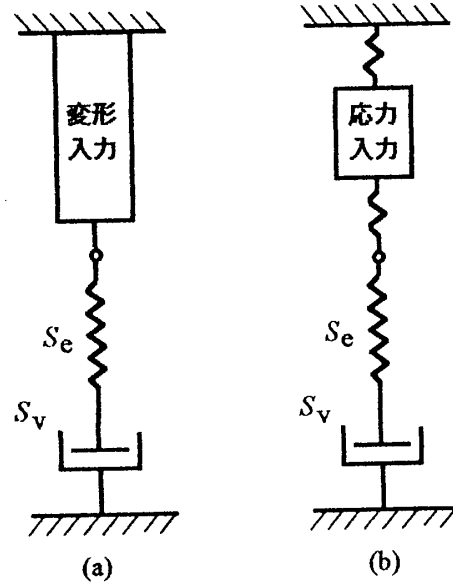


図 1. 粘弾性のマクスウェル模型


 図 2. マクスウェル模型への入力の様式。
(a) 変形入力。(b) 応力入力。

粘弾性系を記述する変数は変形 S と力 T であるが、粘弾性の教科書（例えば[3]）に見られるように、マクスウェル模型への入力の変形 S か応力 T かで応答が全く異なる。図 2(a)は入力の変形の場合、(b)は入力に応力の場合を図式的に示す。系は線形なので任意の入力への応答はパルス入力への応答から推測できる[3]。よって入力を矩形パルスで考える。

図 3(a1)に示すように、幅を w 、高さを S_0 の矩形の変形入力があったとする。バネとダッシュポットにかかる力 T は

$$T = cS_e = a dS_v/dt \quad (2.1)$$

である。ここで、 c はバネの弾性定数で、 a はダッシュポットの粘度に比例する定数である。図 2(a)により、 $0 < t < w$ では、

$$S_e + S_v = S_0 \quad (2.2)$$

である。(2.1)と(2.2)から、

$$dS_v/dt = -(c/a)(S_v - S_0) \quad (2.3)$$

となり、 A を定数として、

$$S_v - S_0 = A \exp(-(c/a)t) \quad (2.4)$$

となる。 $t=0$ で $S_v=0$ という条件から A を決めると

$$S_v = S_0 \{1 - \exp(-(c/a)t)\} \quad (2.5)$$

を得る。(2.1)と(2.5)から

$$T = c S_0 \exp(-(c/a)t) \quad (2.6)$$

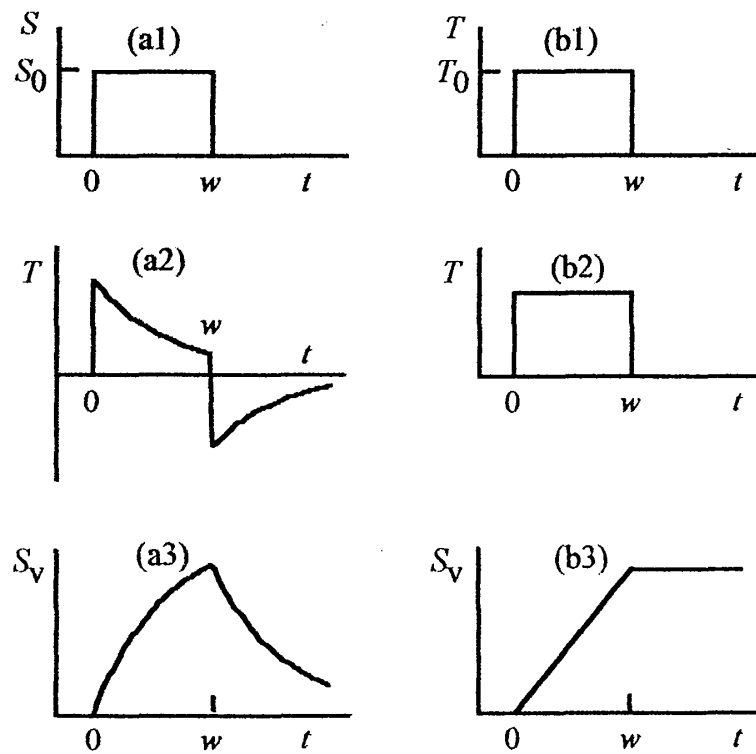


図3. マクスウェル模型の変形入力と応力入力への応答の違い。
左図：変形入力；(a1) 矩形波入力, (a2) ダッシュポットに働く力,
(a3) ダッシュポットの変形。
右図：応力入力；(b1) 矩形波入力, (b2) ダッシュポットに働く
力, (b3) ダッシュポットの変形。

を得る。 $w < t$ では(2.2)と(2.3)に相当する式は

$$S_e + S_v = 0 \quad (2.7)$$

$$dS_v/dt = -(c/a)S_v \quad (2.8)$$

となり、 $t = w$ では(2.5)から

$$S_v = S_0 \{1 - \exp(-(c/a)w)\} \quad (2.9)$$

なので、

$$S_v = S_0 \{1 - \exp(-(c/a)w)\} \exp(-(c/a)(t - w)) \quad (2.10)$$

を得る。この場合のTは、(2.1)から

$$T = -c S_0 \{1 - \exp(-(c/a)w)\} \exp(-(c/a)(t - w)) \quad (2.11)$$

となる。図3(a2)には(2.6)と(2.11)で与えられる力Tを示す。(a3)には(2.5)と(2.10)で与えられるダッシュポットの変形 S_v を示す。(2.10)から判るように、 S_v は時間が経つと0に近づく。

つぎに応力入力の場合を考える。入力Tは図3(b1)に示すような矩形応力とし、幅を w 、高

さを T_0 とする。矩形応力はそのままだバネに伝わり、またダッシュポットに伝わるので、 $0 < t < w$ では、

$$cS_e = T_0 \quad (2.12)$$

$$a dS_v/dt = T_0 \quad (2.13)$$

となる。これより

$$S_v = (T_0/a)t \quad (2.14)$$

を得る。 $w < t$ では、 T は0となるので $a dS_v/dt = 0$ すなわち

$$dS_v/dt = 0 \quad (2.15)$$

となる。(2.14)から、 $t = w$ で $S_v = (T_0/a)w$ なので、(1.15)から $t > w$ では

$$S_v = (T_0/a)w \quad (2.16)$$

となる。図3(b2)にはダッシュポットに働く力 T を示す。バネは力をそのまま伝えるので、(b2)は(b1)と同じである。(b3)には(2.14)と(2.16)によるダッシュポットの変型 S_v を示す。この場合が大きくなっても S_v は0にならず、入力効果が履歴として残る。

図3(a3)のように変形入力では履歴が残らないが、(b3)のように応力入力に対しては履歴が残る。論文[1]ではこの履歴が回転子の回転 $\Delta \theta$ につながり、その累積が観測される回転 θ になるとして、実験データを良く説明できた。このように、RS層への入力を変形と考えるか応力と考えるかは現象の説明に極めて重要である。応力入力の表式については5節で論じる。

我々は最初、モットにはプロトンへの結合位置が2つあり、プロトンの通過中に違う位置にプロトンが結合することで、モットが変形し、これが回転子に力を及ぼし回転を起こすというモデルを検討した。しかしこれは図2(a)の場合に当たり、図3(a3)が示すように、プロトンの移動が終るとやがてダッシュポットの変位は元に戻る。つまりこのような単純な機構では回転は起らない。実際に起こるのはもっと複雑で、モットが変形するときに回転子に結合し、元に戻るときに結合が外れるような分子機構があるかも知れない。しかし、もしそれを熱機関的に扱おうと、Feynman [4] が議論しているように、生体内に極端に大きな温度差を仮定しなくてはならず、ありそうもない話になる。そこで何か或る力学的仕組みを仮定しなくてはならないことになるが、Berg[2]によれば、そのようなモデルで実験データの説明に成功した例はない。しかしながら、図2(b)のように入力を剪断応力と考えるならば、図3(b3)のように回転子の回転には履歴 $\Delta \theta$ が残り、Berg[2]の要件を満たすモデルがつかれる。剪断応力とは一つの面を通して一方が他方に対してずれ移動を引き起こす力であり、その時間積分が正ならば回転 $\Delta \theta$ が起こるわけである。それでは応力入力はどうのようにして可能かということになるが、[1]ではプロトンによる電場がべん毛回転に十分なほどの強さを持つことを示した。しかし[1]の電場の計算には不備なところがあり、次節でその修正を含めて議

論する。

3. 膜中のプロトンのつくる電場

3.1 鏡像法による解

2つの導体に挟まれた誘電体膜の中に電荷 $+q$ が存在する場合の膜中の電場を考える。論文[1]の図2(b)には $+q$ がプロトンとしたときの電場 E_z の近似値を示したが、その後この電場には厳密な解があることを知り、それに基づくより正確な値を求めた。

厳密な電場は直接にポアッソン方程式を解いても得られるが（大島：未発表），ここでは[5]の鏡像法に基づいて議論をする。（[5]には次節で指摘するミスプリントもあることから、少し丁寧な説明をさせていただく。）鏡像法では膜中の電場はポアッソン方程式を満たし、導体との界面に垂直になるという条件を満たす場として求める。このため図4に示すように導体中に無限に続く仮想的な電荷 $\pm q$ の配列を考えると、界面B1からみても、B2からみても反対称な電荷分布となる。この電荷配列で計算した膜内電場は上の条件を満たす解となるわけである。

3.2 プロトン通過に伴う膜内の電場変動の大きさ

図5(a)は図4の中心部の拡大したものである。 q をプロトン e とし鏡像電荷 $-e$ を2つだけ示す。プロトンの座標は $x=0$, $y=0$, $z=a$ である。プロトンの膜通過に伴い a は0から $d=7\text{ nm}$ まで変る。プロトンの周りの電場は図4で $q=e$ とおいた電荷配列から求まる。Mot B分子の大きさは x 方向に差し渡し 5 nm 程度なので、回転子と接する部分はチャンネルから 3.5 nm 程度離れているかと思われる。例として図5(a)にAとBで示した点での電場の z 成分 E_z の計算値を図5(b)に示す。 $d=7\text{ nm}$ として、Aの座標は $(x=0.5d=0.35\text{ nm}, z=0.25d)$, Bは $(x=0.5d=0.35\text{ nm}, z=0.75d)$ で、 $e=1.6\times 10^{-19}\text{ C}$, $\epsilon = \epsilon_r \epsilon_0$, $\epsilon_r=2$, $\epsilon_0=8.85\times 10^{-12}\text{ F/m}$ とおいての計算結果である。論文[1]の図2(b)は悪い近似計算の結果なので、この図で置き換えていただきたい。

後程5節で議論するように、剪断応力 X_y をもたらすには電場成分としては E_z よりも x 成分 E_x の方が有効と予想される。図5(c)にはA, B点における E_x の計算値を示す。これらの図によればモットの回転子に接するあたりでの電場の大きさは 10^7 V/m の数倍程度である。[1]で論じたように、これは電気力学的効果（簡単のため逆ピエゾ効果を含めてピエゾ効果と呼ぶ）によってべん毛の回転を起し得るほど大きさである。なお、ピエゾ効果は結晶物理学の概念ではないかといった意味の質問もあったが、構造に異方性のある物質では必ず起る現象で、結晶に比べて生体高分子の構造対称性が低いので、ピエゾ変形は複雑になるだけである。

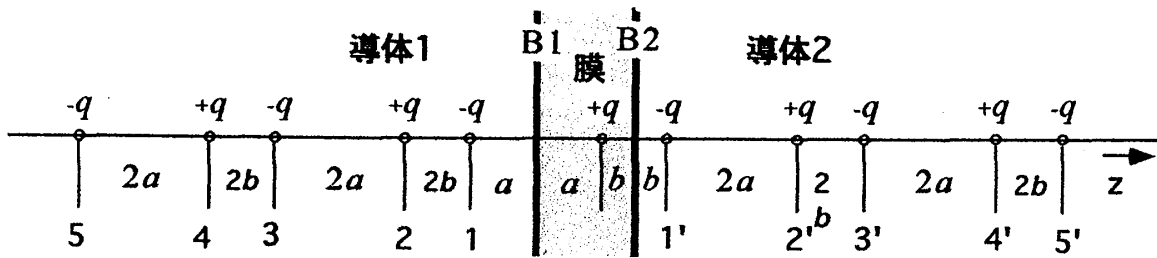


図4. 2つの導体に挟まれた誘電体膜中の電場を鏡像法で求める。

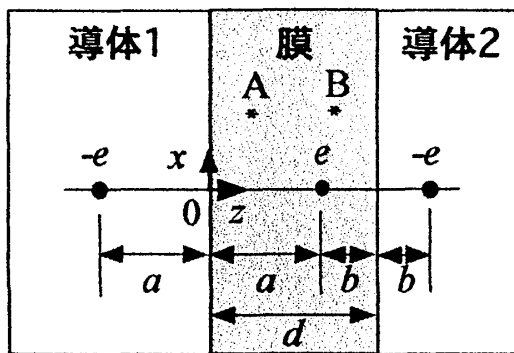
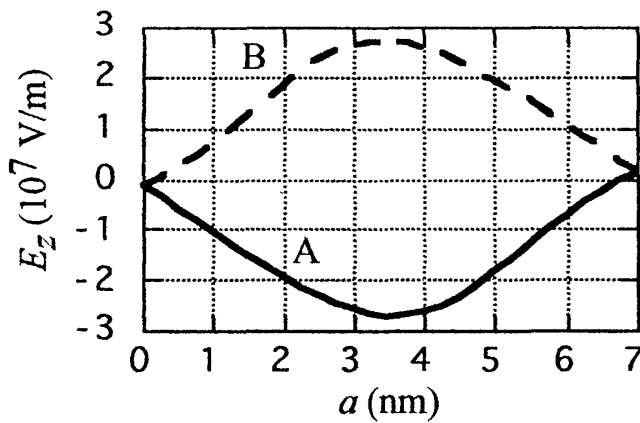
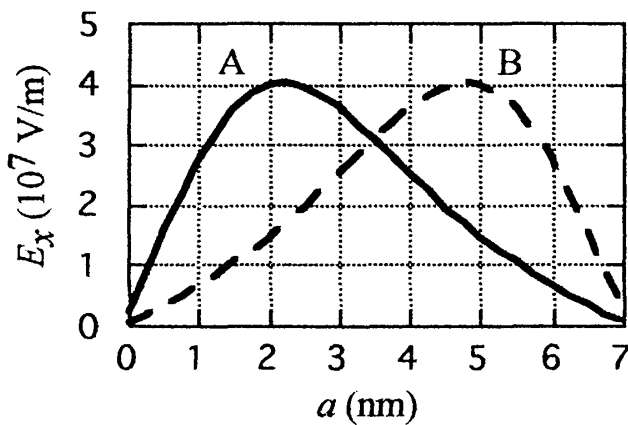


図5. 誘電体膜中の電場。

(a) 図4の中央部分の拡大。
プロトン e が膜を通過する際の
A, B 点での電場の変化を
求める。



(b) A 点と B 点での電場
の z 成分。



(c) A 点と B 点での電場
の x 成分。

4. チャンネルの必要性と構造

4.1 物理的な観点からチャンネルは何故必要か？

論文[1]ではチャンネルの構造への提案も行ったが、議論に分りにくい点があったようなので丁寧に説明する。

まず膜中に存在するプロトンに働く電場とプロトンが持つ自己エネルギーについて考える。図4に示したように2つの導体にはさまれた誘電体膜を考える。右向きに z 軸をとり、膜の誘電率を ε とする。膜中の電荷 $+q$ の位置を a と $b = d - a$ で表し、ここでの導体1中の仮想電荷による電場の z 成分を E_{1z} 、導体2中の仮想電荷による電場の z 成分を E_{2z} 、それらの和を E_z とすると、次のような表式を得る。

$$E_{1z} = (q/4\pi\varepsilon)\{-1/(2a)^2 + 1/(2a+2b)^2 - 1/(4a+2b)^2 + 1/(4a+4b)^2 - 1/(6a+4b)^2 - \dots\} \quad (4.1)$$

$$E_{2z} = (q/4\pi\varepsilon)\{1/(2b)^2 - 1/(2a+2b)^2 + 1/(2a+4b)^2 - 1/(4a+4b)^2 + 1/(4a+6b)^2 - \dots\} \quad (4.2)$$

$$E_z = E_{1z} + E_{2z} = (q/4\pi\varepsilon)\{-1/(2a)^2 + 1/(2b)^2 - 1/(4a+2b)^2 + 1/(2a+4b)^2 - 1/(6a+4b)^2 + 1/(4a+6b)^2 - \dots\} \quad (4.3)$$

文献[5]には上の式中の $1/(2a)^2$ が $1/a^2$ 、 $1/(2b)^2$ が $1/b^2$ となっており、ミスプリントと思われる。これらの式による計算もしたが、ここでは省略し、プロトンの持つ自己エネルギーについての計算結果だけを示す。膜内の電荷 $+q$ の自己エネルギー U は図4の電荷配置から次のようになる。

$$U = (q^2/4\pi\varepsilon)\{-1/(2a) - 1/(2b) + 2/(2a+2b) - 1/(4a+2b) - 1/(2a+4b) + 2/(4a+4b) - 1/(6a+4b) - 1/(4a+6b) + \dots\} + U_\infty \quad (4.4)$$

ここで U_∞ は a と b が無限大になったとき、すなわち膜厚が無限大になったときの U である。解説[6]に見られるように、Parsegian[7]以来、電荷 q が水中から膜中に入ったときその自己エネルギーは極めて大きくなることについてはいろいろの考察がある。ここでは(4.4)による計算でそれを補足する。誘電体中のプロトンはゼロ点振動の結果有限の大きさを持つと考えられる。中性子回折による結晶構造解析の結果などからみて、結晶中でのその広がりの半径は0.1 nm以下であろう。[6]では他のイオンに対してであるが半径を0.2 nmとおいて計算しているので、膜中での広がりの半径 r_p を同じく0.2 nmとおいて、無限に広がった誘電体中のプロトンの自己エネルギーを

$$U_\infty = e^2/(8\pi\varepsilon r_p) \quad (4.5)$$

で計算しよう。 $q=e=1.6\times 10^{-19}$ C, $\varepsilon_r=2$, $d=7\times 10^{-9}$ m とすると、

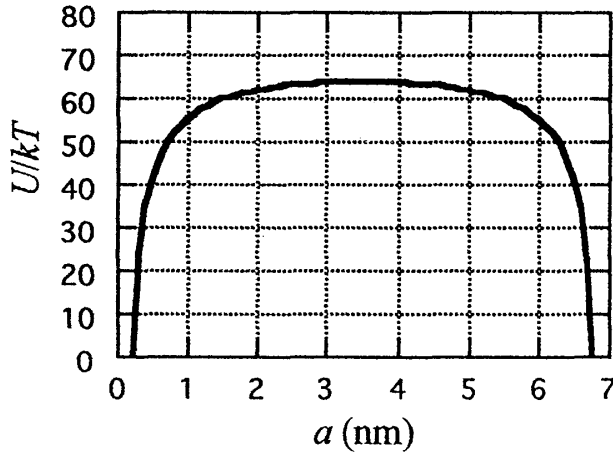


図6.プロトンが膜を通過するときの自己エネルギーの変化。

$$U_{\infty} = 70 kT \quad (4.6)$$

となる。ただし k はボルツマン定数で、 $T=300^{\circ}\text{C}$ とおいた。この U_{∞} を使い(4.4)であらわに書いた項だけを用いての計算値を図6に U/kT で示す。 U は $a=b=d/2$ で極大になるが、これを U_{\max} と記すと、(4.4)から

$$\begin{aligned} U_{\max} &= \{q^2/(4\pi\epsilon a)\} \{-1+1/2-1/3+1/4-1/5+\cdots\} + U_{\infty} \\ &= -q^2 \times \ln 2 / (2\pi\epsilon d) + U_{\infty} \end{aligned} \quad (4.7)$$

となる。右辺の第1項は $q=e$ 、 $\epsilon_r=2$ 、 $d=7\times 10^{-9}$ m として

$$-e^2 \times \ln 2 / (2\pi\epsilon d) = -6 kT \quad (4.8)$$

となる。よって図6の最大値は

$$U_{\max} = 64 kT \quad (4.9)$$

となる筈である。図6の最大値は大体この値になっている。(4.6)の U_{∞} したがって(4.9)の U_{\max} の値は大変おおまかなものであるが、 kT に比べて非常に大きいことに間違いはないであろう。[6]に引用されている幾つかの論文で論じられているように、プロトンが誘電体膜の中に入るのはチャンネルといった特殊な構造なしでは極めて困難と思われる。

4.2 チャンネルの三層構造

以上の結果からプロトンの膜通過には或る特殊な構造が必要となるが、[6]の引用文献に見られるように、負電荷が連なってプロトン通過の路をつくる可能性が大きい。[1]で論じた三層構造のチャンネルはその一例で、その意味が分りにくいとのコメントがあったので、図を使って説明する。

図7はチャンネルが外ゲート、トンネル、内ゲートの三層構造をしていることを示す。ゲートは膜面に接した矩形で示す。+ はプロトン、- は膜中の陰電荷、丸を付

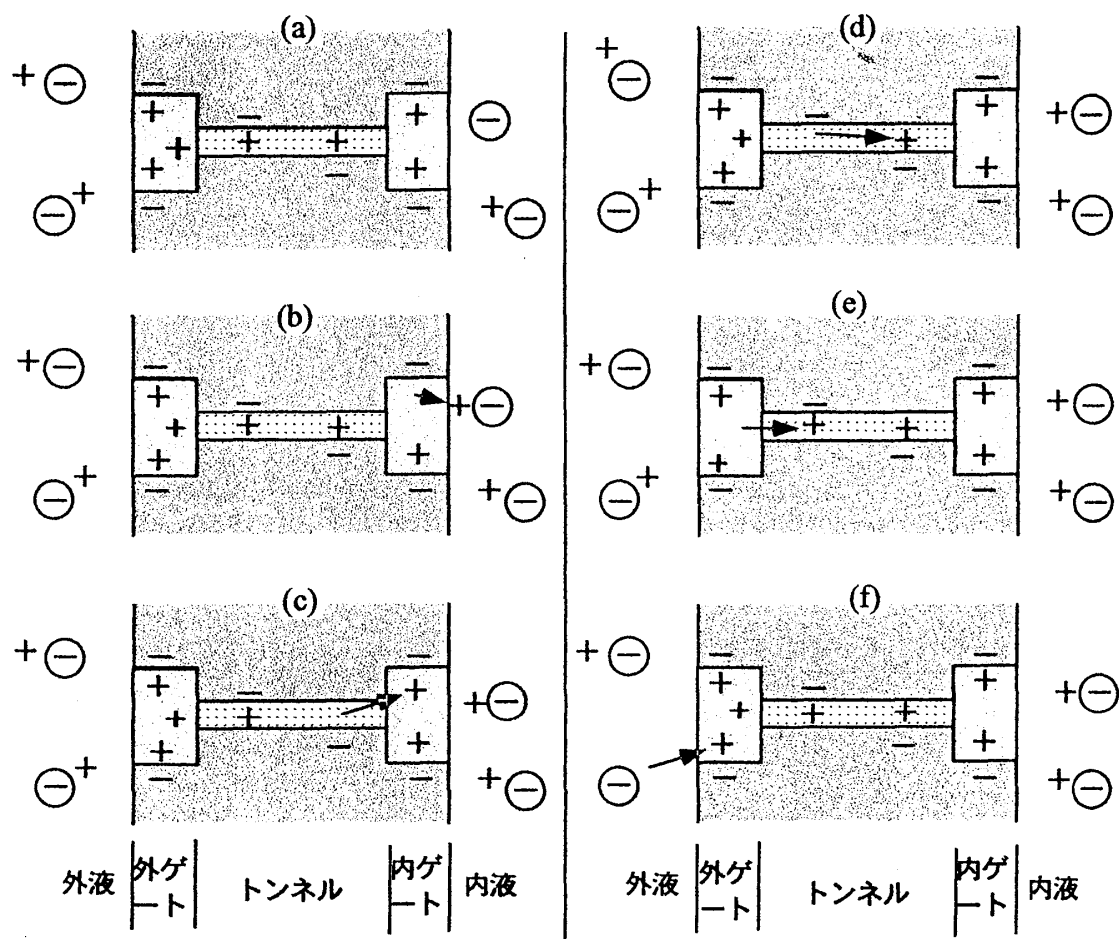


図 7. プロトンチャンネルの三層構造とプロトンの空孔の hopping による移動。

けた - は水中の陰イオンを示す。電解質溶液中でのプロトンは周囲の水分子の配向分極による衣を着、さらにイオン雰囲気（水分子の配向分極）の衣を重ねている。プロトンの膜通過の第一段階は膜の表面近くに存在する負電荷の助けによって、これらの衣を脱ぐことであろう。そのための場所が外ゲート、内ゲートであり、そのあたりには陰電荷が分布している。ゲートをつなぐトンネルに沿っても陰電荷が連なっており、プロトンはそれを渡り歩く。図 7 では簡単のためトンネルに沿って負電荷は 2 つしか描いていないが、おそらくもっと多く存在すると予想される。内液には陰イオンが多いので、図 7 (a) に示すように陰イオンが内ゲートに近づく確率が高い。(b) のように内ゲートのプロトンが誘い出されると、プロトンの空孔ができる。(c) ~ (f) に示すように、空孔を埋めるようにプロトンが hopping で動く。この種の移動におけるポテンシャル障壁は図 6 の U_{\max} に比べてはるかに低いであろう。実際のチャンネル構造

はもっと複雑であろうが、基本的には図7のような三層構造をしているものと期待される。

4.3 プロトンがする仕事のエネルギー的考察

我々のモデルではプロトンは膜を通過する際にべん毛を回転させるという仕事をする。外液の電位が内液より高い場合、電位差がこの仕事をすることになる。膜を挟んで電位に差はなく pH の差だけがある場合でもべん毛の回転は起こる。この場合外液の pH が低いつまりプロトン濃度が高いとすれば、内向きに通過するプロトンの方が多いから、熱力学的に言えば化学ポテンシャルの差が仕事をすることになる。しかしながらプロトンは 10^3 秒くらいの間隔をおいて、ポツンポツンとチャンネルを通過する。1 つのプロトンが通過するという素過程を考えると、現場的にエネルギーを供給できるのは揺らぎによる熱エネルギーということになろう。しかし揺らぎに基づくモデルで Berg の要件[2]を満たす成功例はないようである。

論文[1]では、チャンネルの 3 層構造がプロトン濃度の差からトンネル内に電場を発生させることを指摘した。つまり外液と内液に電位の差がないときでも、外液のプロトンの濃度が高いときは、外ゲート中のプロトン濃度は内ゲートよりも高くなる。図 7 では外ゲート内の + を 3 個にし内ゲートの + を 2 個に描いてそれを図示することを試みた。このため内向きの電場が発生しこれがプロトンに仕事をさせると考えると、熱エネルギーが仕事をすると考えする必要はなくなり、物理的には考え易い過程になる。[1]でも述べたように、このモデルでは ATP 合成系の可逆性が自然に導ける。これについては 7 節で論じる。

5. べん毛モーターの回転方向の制御機構

バクテリアのべん毛はらせん構造をしている。らせんは多形で、左巻き右巻き或いはピッチの違うものといろいろの形をとり得る[8]。野生株のバクテリアでは、一定方向に運動するときはすべてのべん毛は同じピッチの左巻きらせんになっており、菌体を押す方向に回転する。この際すべてのべん毛は束を形成する。このモーターの回転方向を順方向と呼ぶことにする。運動方向を変えるときにはべん毛モーターの一部もしくは全部を逆回転させる[9]。回転方向の逆転によって生じるねじれの力でべん毛フィラメントのらせん構造は多形転移し、左巻きから右巻きになって束がほぐれ、バクテリアはつまずくようにその場に留まる。やがて再び総てのモーターが順回転するようになると、左巻きらせんの束ができて、バクテリアは直線運動することになるが、元とは違う方向の運動となる。バクテリアには直線運動につれて食べ物すなわち有機化合物の濃度が小さくなると方向変化の頻度が大きくなる仕組みが備わっており、結果として有機化合物の濃度が高い所に集まること（化学走性）になる。ベ

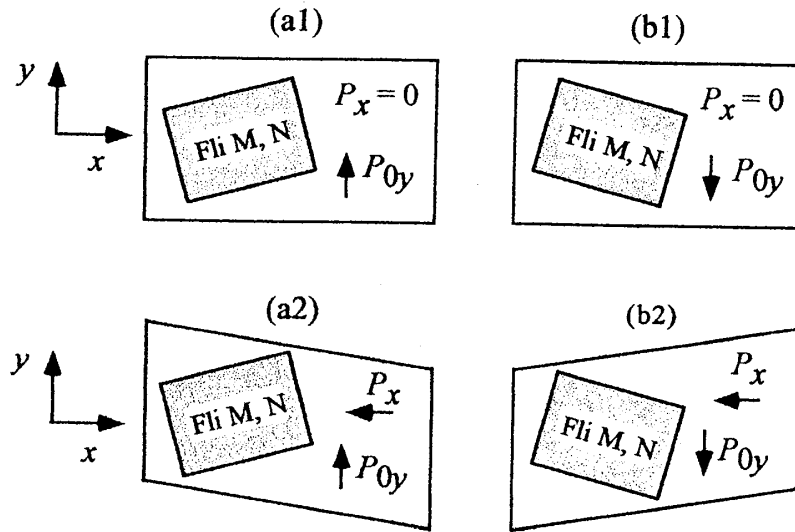


図 8. Switch complex Fli M, N の傾きとモットの分極。

P_x : プロトンによる誘起分極。

P_{0y} : Fli M, N の傾きで決まる分極。

(a1) $P_x = 0, P_{0y} > 0$; (a2) $P_x \neq 0, P_{0y} > 0$ 。

(b1) $P_x = 0, P_{0y} < 0$; (b2) $P_x \neq 0, P_{0y} < 0$ 。

(a2) と (b2) の平行四辺形は剪断応力 X_y を表わす。

ん毛が逆回転しているときにべん毛 1 本あたり発生するトルクの絶対値は順方向と同じである[2]。論文[1]ではこのことを説明するために仮定 (γ) を置いたが、意味がよく判らないというコメントがあった。以下同じ仮定を図を用いて説明する。

回転方向を制御すると思われる switch complex は Fli M, Fli N と Fli G からなる。[2]の Figure 1 に示されているように、Fli M, Fli N はモット A に結合し、Fli G は回転子に結合している。図 8(a1) と (b1) ではモットを長方形で示し、それに結合した Fli M と Fli N をまとめて影を付けた矩形で示す。x 軸はべん毛モーターの動径方向でモットの中央を通るとする。y 軸は膜面に平行で回転子の順回転方向を向く。モットの Fli M, N のモットへの結合の安定位置は図 8 (a1) と (b1) に矩形の傾きで示したように 2 通りあると仮定する。またモット自体は y 軸に平行な分極成分を持たないが、Fli M, N が結合すると、それぞれの結合状態に応じて、図 8 (a1) と (b1) に P_{0y} で示すようにそれぞれに反対向きの y 成分分極を持つようになると仮定する。

プロトンがチャンネルを通過すると、図 5 (c) に示したような電場 E_x が発生する。これは分極 P_x とピエゾ変形 x_y 等をもたらす。一定温度でのモットの状態を歪と分極を変数として議論するにはヘルムホルツの自由エネルギー A が好適である[10]。 A を歪と分極を変数

としてテーラー展開し、分極 P_x と剪断歪 x_y に関係した部分を ΔA で表わすことにする。 ΔA は P_x^2 と x_y^2 に比例する項を含む。 P_{0y} が大きい場合、テンソル成分として x_y と同じ変換則に従う項としては $P_x P_{0y}$ がある[10]。よって $x_y P_x P_{0y}$ に比例する項も現れ、 ΔA は良い近似で

$$\Delta A = (1/2) \chi_1 P_x^2 + (1/2) c_6 x_y^2 + a_6 x_y P_x P_{0y} \quad (5.1)$$

と表わせる。ここで χ_1 , c_6 , a_6 は定数である。これより電場成分 E_x と応力成分 X_y は

$$E_x = \partial A / \partial P_x = a_6 P_{0y} x_y + \chi_1 P_x \quad (5.2)$$

$$X_y = \partial A / \partial x_y = c_6 x_y + a_6 P_{0y} P_x \quad (5.3)$$

で与えられる[10]。これは4つの変数 x_y , x_y , E_x , P_x の間の2つの関係であり、これにモットの置かれた境界条件を考慮することで変数間の関係が決まる。例えばモットの変形が自由に起こり得れば(自由状態), $X_y = c_6 x_y + a_6 P_x P_{0y} = 0$ となる。もし周辺が硬く、変形が起こらなければ(束縛状態), $x_y = 0$ で $X_y = a_6 P_x P_{0y}$ となる。いずれの場合にも P_x は E_x に比例し、

$$P_x = (1/\chi_1') E_x \quad (5.4)$$

と書ける。ただし χ_1' は境界条件に依存する定数である。実際は自由状態と束縛状態の間であろうが、(5.4)の比例関係は両極端で成り立つので実際の境界条件でも良い近似と予想される。(5.4)を(5.2)に入れると

$$x_y = (\chi_1' - \chi_1) P_x / (a_6 P_{0y}) \quad (5.5)$$

となり、(5.3)は

$$X_y = \{ (c_6 (\chi_1' - \chi_1) / (a_6 P_{0y}^2)) + a_6 \} P_{0y} P_x \quad (5.6)$$

となる。(5.6)によれば、 P_{0y} の符号が逆転すれば X_y の符号も逆転することになる。 $\{ \}$ の中の記号は結論に関係しないので以下では正と考えて議論する。

図8に戻ると、(a1)のように $P_{0y} > 0$ の場合、プロトンのチャンネル通過で(a2)のように P_x が生じると、(5.6)によって、図のような変形を起こす応力 X_y が生じることになる。その結果回転は順方向に起る。(b1)の $P_{0y} < 0$ の場合には(b2)のような変形を起こす応力 X_y が生じ、回転は逆方向に起る。

以上の考察に基づいて、べん毛の回転の方向制御の機構は図9に示すようなものと予想される。switch complex のうち Fli M, Fli N はモットに結合し、Fli G は回転子に結合している[2]。回転子内の矢印は回転方向を示す。モーターが順方向に回転しているときにはその中の総てのモットは図9(a)に示す $P_{0y} > 0$ の状態にある(E_x による変形は省略)。回転方向が逆転するときは、(b)のように、1つのモーター中の総ての Fli G が横に移動して Fli M, N に接触し、Fli M, N の配向を(c)のように変えよう。その結果モットの P_{0y} が逆転し X_y の符号が逆転し、鞭毛の回転は逆転する。回転を順方向に戻すには、(d)のように Fli G がまた Fli M, N に接触してその配向を(e)のように変える。べん毛の回転の方向制御はこのように一つのモーター内の Fli G が一斉に動くことによるものと思われる。

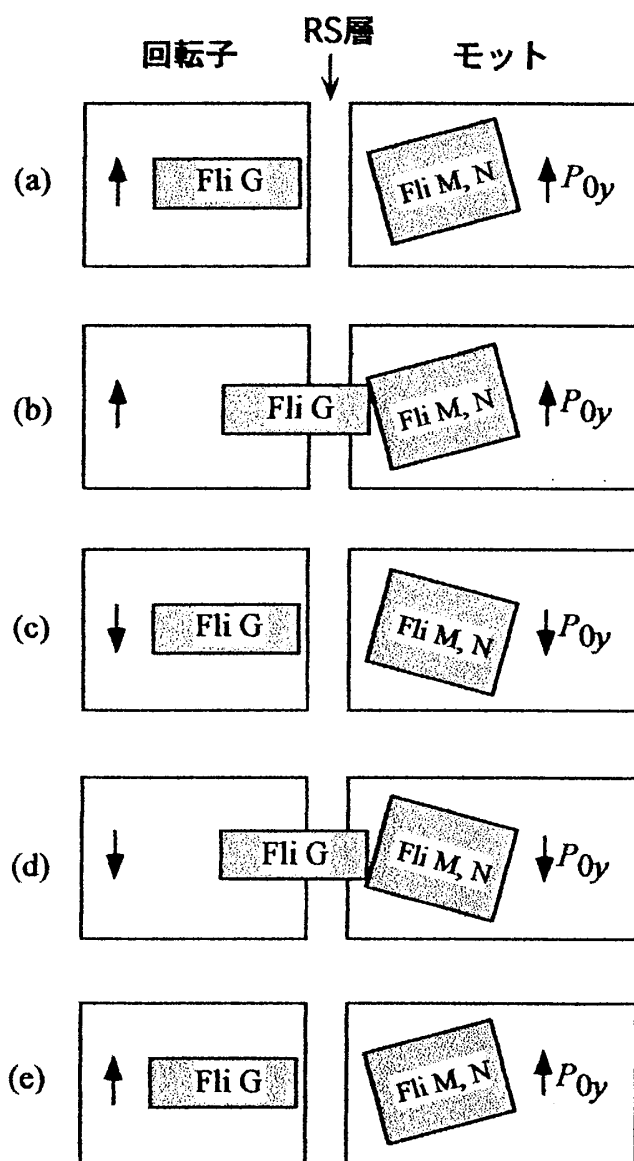


図 9. べん毛の回転方向が逆転するときの Switch complex Fli G と Fli M, N の動き。

6. プロトンのチャンネル通過における協力性

論文[1]の6節の項目(4)で述べたように、べん毛回転では、2つか3つのプロトンが同期的にチャンネルを通過する。これは1つのプロトンのチャンネル通過が他のチャンネル

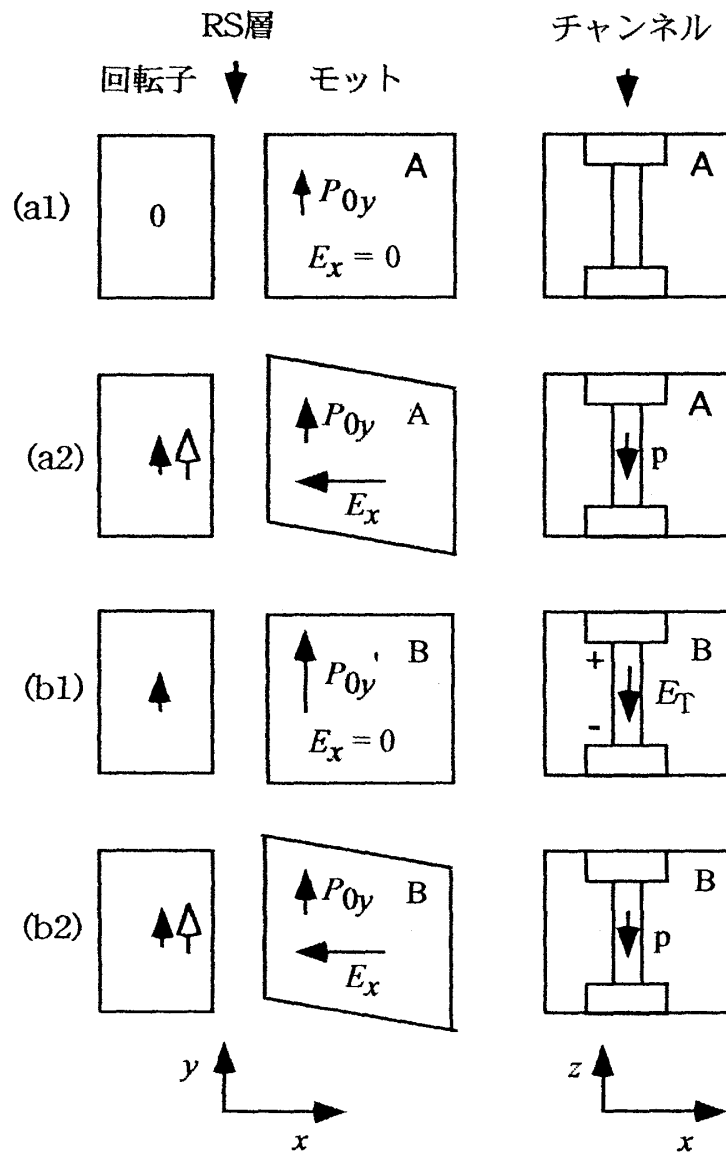


図 10. プロトン通過の協力性。

(a1), (a2): モット A でのプロトンのチャンネル通過。

(b1), (b2): モット B での誘発されたプロトンのチャンネル通過。

(a2)と (b2)の平行四辺形は剪断応力 X_y を表わす。

のトンネル通過を誘発する機構の存在を示唆する。[1]でのこの関係の議論がよくわからないということなので、図を用いてもう少し具体的に説明する。

図 10 には、右側に RS 層を挟む回転子とモットの一部の xy 断面、左側にチャンネル近傍の xz 断面を示す。同じモーターの属する 2 つのモット A ((a1), (a2)) と B ((b1), (b2)) を考える。(a1)はモーターが回転していない状態でのモット A である。(a2)で矢印 p で示したようにプロトンがトンネルを通過すると、モットが変形し、白抜きで示した応力が回転子に加わり、回転が起こる。この回転は RS 層を通して他のモット B に力を及ぼし(b1), その分極 P_{0y} を大きくし P_{0y}' に変える。この分極の増大はトンネルの両端に分極電荷 + と - を誘起し、電場 E_T をもたらす。もしモット B がプロトンがもう少しでトンネルに飛び出すような状態にあれば、電場 E_T は(b2)のようにプロトン p の通過を誘発し、 E_x を発生させ、回転子の回転を助長することになる。このように 2 つか 3 つのプロトンが同期的に膜を通過するということは起こりそうである。似たような機構はまた ATP 合成系で ATP 加水分解による γ 分子回転のエネルギー変換効率が高いことの説明にもなる。次節でこのことを論じる。

7 ATP 加水分解によるプロトンの汲み出し

ATP 合成系では、プロトンの膜通過による ATP の合成と ATP 加水分解によってプロトンの汲み出しには著しい可逆性が感じられ、確率過程はあまり関与せず力学過程が中心のような印象を受ける。ATP エネルギーの回転子の回転エネルギーへの変換効率が 100%に近いこと[11]からも同じ印象を受ける。4.3 節で述べた pH の差だけでもトンネル内に電場が発生しそれがプロトンに仕事をさせるというモデルでは、プロトンの汲み出しは力学系の逆回転の問題になり、そういった印象に沿うものになる。論文[1]でのこの関係の議論が判り難いということなので、図を用いて説明する。

図 11 には簡単のため、ATP 合成系における γ 蛋白分子等 ([1]の図 11 参照) をべん毛の場合に準じて回転子、RS 層、モットと記す。右側に RS 層を挟む回転子とモットの一部の xy 断面、左側にチャンネル近傍の xz 断面を示す。図(a)ではモットが順回転に対応する上向きの分極 P_{0y} を持っているが、回転は起きていない。(b)は ATP の加水分解によって回転子はその中の矢印の方向に回転を始めたところを示す。その結果 RS 層を通してモットに下向きの剪断応力が働く。図 8 に示したようにモットの分極 P_{0y} の符号は剪断応力 X_y の符号を決めるので、逆に X_y が P_{0y} の符号を決めることになり、(a)の分極は反転して(b)では下向き P_{0y} になると期待される。その結果チャンネル内には +, - で示すような分極電荷が発生し、トンネル内には E_T と記した電場が発生する。その結果(c)に矢印 p で示したようにプロトンが汲み出される。このプロトンの移動はモット内に電場 E_x を発生させ、モットを

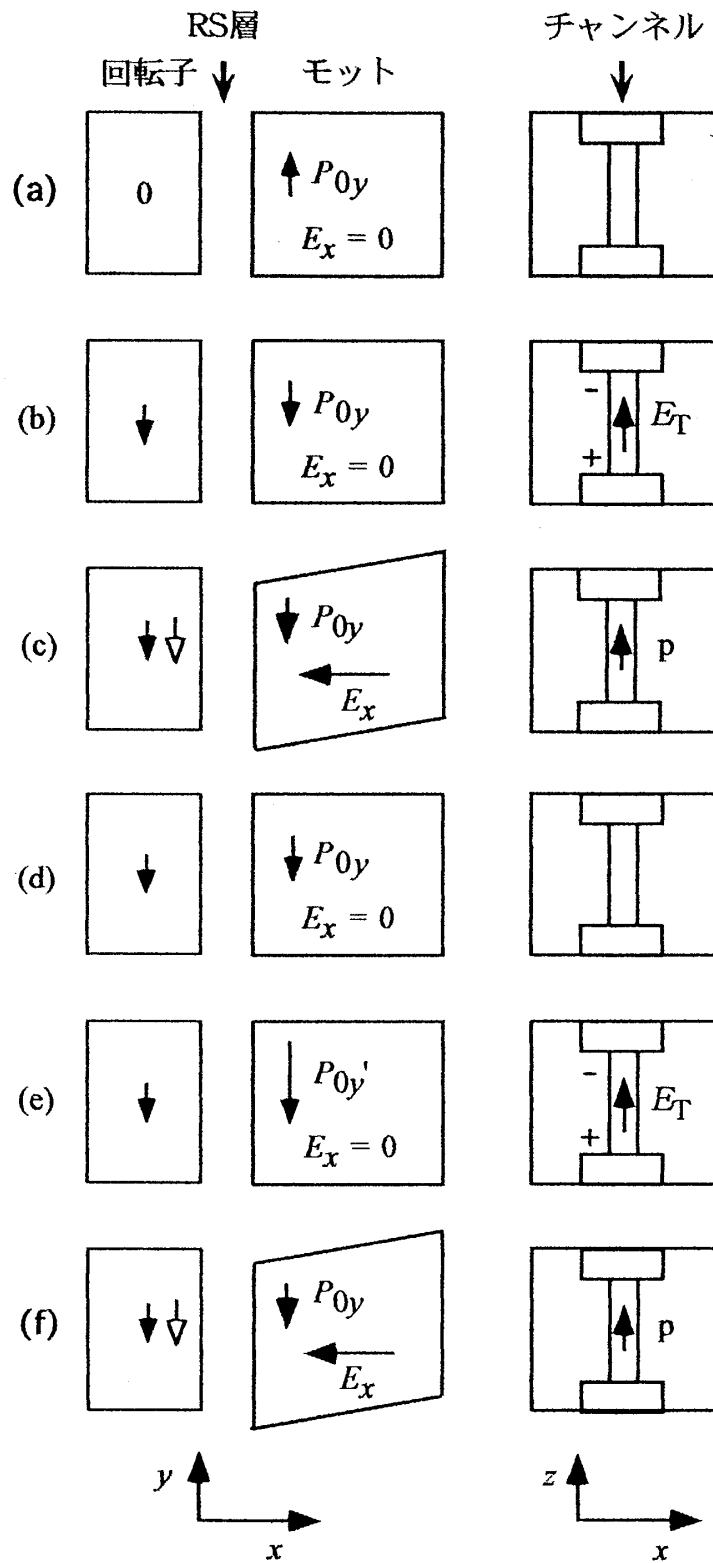


図 11. ATP 加水分解による γ 蛋白分子 (回転子) の回転とプロトンの汲み出し。
(c)と(f)の平行四辺形は剪断応力 X_y を表わす。

変形させようとする力 X_p を発生させる。これは白抜きの矢印で示すように回転子に下向きの力を及ぼし、ATP 分解による回転を助けることになる。(d)はプロトンの移動が終り、白抜きの矢印が消えた状態を示すが、ATP 分解による回転力で回転は続いている。(e)は回転がさらに進み、分極は長い矢印 P_{0p} で示すように大きくなり、チャンネル内には電荷 $+$, $-$ が発生した状態を示す。これは(f)のように、プロトンの移動を引き起こし、モットを変形させ、回転子の回転を助長する。プロトンの移動で分極電荷が消えるので分極は元の大きさとなり、状態は(d)に戻る。ATP 加水分解によるプロトン汲み出しはこのような(d), (e), (f)の繰り返しで続いてゆくものと思われる。この際(f)の白抜き矢印で示したように、プロトンの汲み出しは回転子の回転を助けるフィードバックになる。ATP 加水分解エネルギーの回転子回転へのエネルギー変換の効率が非常に良く 100%に近いこと[11]は、(c)や(f)の白抜き矢印のようなフィードバック機構の存在によるのではないと思われる。

8. まとめ

べん毛回転の議論には、RS 層への入力の変型入力か応力入力かという2つの入り口がある(図2)。我々の主張の眼目は、応力入力の方を選び、応力発生の仕組みとしてプロトンの電場によるピエゾ効果を考えると、Berg[2]の要件を満たすモデルが比較的容易に作れるということである。

プロトンチャンネルが図7のような三層構造であることは物理的には自然な予想と思われる(4節)。膜電位差が0でpHの差だけがある場合、1個のプロトンがトンネルを通過する素過程でする仕事のエネルギーがどのように供給されるかが問題であるが、三層構造の場合、pHの差がトンネル内に電場をもたらす、この電場がエネルギーを供給することになる。

回転方向を制御する switch complex のうちモットに結合した Fli M, Fli N 複合体には2つの向きがあって、それが剪断応力の符号を変えると仮定した(図8)。この仮定によれば、図9に示したように、Fli M, Fli N 複合体の向きが回転子に結合した Fli G によって変えられ、回転モーターの向きが逆転することが可能になる。

図10で説明したように、同じモーター内では1つのモット内のプロトン通過が他のモット内のプロトン通過を誘起するといった協力性が予想される。

ATPの合成系ではプロトンの流入が γ 蛋白分子の回転をもたらしてATPが合成され、逆にATPの加水分解で γ 蛋白分子(回転子)が逆回転しプロトンが汲み出される。我々のモデルでは確率過程がなく、力学過程の連続なので、こういった可逆性が自然に導ける(図11)。ATPのエネルギーの γ 蛋白分子の回転のエネルギーへの変換効率は100%に近い[11]が、このことはプロトン通過が γ 蛋白分子の回転を助けるといったフィードバックの存在(図

11) から理解できる。

バクテリアの化学走性では、直線的に動いて行くにつれて栄養分が少なくなると立ち止まって運動方向をでたらめに変える。これは一見バクテリアの運動が確率過程を基本にしているような印象を受ける。しかし人間でも一方向に歩いて行くにつれだんだん感じが悪くなるとき、それだけの情報ではどちらに向きを変えたらよいかは判らず、とりあえずどちらかに方向を変えることしか考えられない。むしろバクテリアの行動の基礎には、動くにつれて化学成分が変化することを感じ取るセンサーや、それにつれてべん毛の回転方向を変える仕組みがかなりきちんと備わっていることに注目すべきであろう。

べん毛や筋肉の議論では、しばしばブラウン運動の重要性が指摘される。しかし揺らぎ（例えば分極揺らぎ）の相関関数は揺動散逸定理によって現象論的パラメータ（例えば分極率）と結ばれている。その結果時間平均に関する限り、揺らぎを考えて得られる物性のほとんどは現象論的パラメータを用いての議論で処理でき、ブラウン運動から出発しても特別な結果が得られる場合は少ない。生理現象でも似たことかと思われる。生物現象にマクスウェルの魔物が現れることを期待する向きもあるようであるが、生物の分子機械も物理学の常識に従って作られているように思われる。

謝辞

べん毛モータの逆転について御教示いただいた阪大難波啓一教授、有益なコメントをいただいた明大吉村英恭教授に感謝する。

参考文献

1. 三井利夫：物性研究 79. No.2 (2002) 154-175.
2. H. C. Berg : Phil. Trans. R. Soc.Lond. B 355 (2000) 491491-501.
3. 斉藤信彦：高分子物理学、裳華房 (1976)；第7章。
4. ファインマン物理学 II 光 熱 波動、岩波書店 (富山小太郎訳)；pp.284~2985.
5. 尾本義一、小郷寛：電気磁気演習、共立出版 (1951) p.130.

6. 大島広行：日本生物物理学会シリーズ，ニューバイオフィジクス 5 [イオン透過の物理学] 共立出版 (1997)。第2章，第3節 “イオンチャンネル – 電気信号をつくる分子”。
7. V. A. Parsegian : *Nature* **221** (1969) 844-846,
8. 難波啓一：タンパク質のかたちと物性 (中村春木, 有坂文雄 編集), 共立出版 (1998) 1.3 節 タンパク質集合体の対称性。および, 回転するナノマシン – ペン毛の構造と動きに迫る, DVD (2003)。
9. L. Turner, W. S. Ryu and H. C. Berg: *J. Bacteriol.* **93** (2000) 2793-2801.
10. 三井利夫, 達崎達, 中村英二：強誘電体, 槇書店 (1976) 第2章。 および *An Introduction to the Physics of Ferroelectrics*, Gordon & Breach (1976) Chapter II.
11. K. Kinoshita Jr, R. Yasuda, H. Noji and K. Adachi: *Phil. Trans.R. Soc. Lond. B* **355** (2000) 473-489.